

FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

Année 1893

THÈSE

N°

POUR LE

DOCTORAT EN MÉDECINE

PRÉSENTÉE ET SOUTENUE LE JEUDI 12 JANVIER 1893

Par M. Léon BRASSE

NÉ AU HAVRE (SEINE-INFÉRIEURE), LE 1^{er} JUIN 1860

APPLICATION

DES LOIS DE LA DISSOCIATION

A L'ÉTUDE

DES PHÉNOMÈNES BIOLOGIQUES

Président : M. LABOULBÈNE, professeur.

Juges : { MM. JACCOUD, professeur.
NETTER, agrégé.
MÉNÉTRIER, agrégé.

PARIS

IMPRIMERIE DE LA COUR D'APPEL

L. MARETHEUX, Directeur

SOCIÉTÉ ANONYME AU CAPITAL DE 135,000 FRANCS

1, RUE CASSETTE, 1

1893

FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

Année 1893

THÈSE

N°

POUR LE

DOCTORAT EN MÉDECINE

PRÉSENTÉE ET SOUTENUE LE JEUDI 12 JANVIER 1893

Par M. Léon BRASSE

NÉ AU HAVRE (SEINE-INFÉRIEURE), LE 1^{er} JUIN 1860

APPLICATION DES LOIS DE LA DISSOCIATION

A L'ÉTUDE

DES PHÉNOMÈNES BIOLOGIQUES

Président : M. LABOULBÈNE, professeur.

Juges : { MM. JACCOUD, professeur.
NETTER, agrégé.
MÉNÉTRIER, agrégé.

PARIS

IMPRIMERIE DE LA COUR D'APPEL

L. MARETHEUX, Directeur

SOCIÉTÉ ANONYME AU CAPITAL DE 133,000 FRANCS

1, RUE CASSETTE, 1

—
1893

FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

Doyen. M. BROUARDEL.

Professeurs	MM.
Anatomie.	FARABEUF.
Physiologie.	Ch. RICHET.
Physique médicale	GARIEL.
Chimie organique et chimie minérale.	GAUTIER.
Histoire naturelle médicale	BAILLON.
Pathologie et thérapeutique générales	BOUCHARD.
Pathologie médicale.	{ DIEULAFOY.
	DEROVE.
Pathologie chirurgicale	LANNELONGUE.
Anatomie pathologique	CORNIL.
Histologie	MATHIAS DUVAL.
Opérations et appareils	N.
Pharmacologie	POUCHET.
Thérapeutique et matière médicale.	HAYEM.
Hygiène	PROUST.
Médecine légale.	BROUARDEL.
Histoire de la médecine et de la chirurgie.	LABOULBÈNE.
Pathologie comparée et expérimentale.	STRAUS.
Clinique médicale.	{ SÉE (G.).
	POTAIN.
	JACCOUD.
	PETER.
Clinique des maladies des enfants.	GRANCHER.
Clinique des maladies cutanées et syphilitiques.	FOURNIER.
Clinique de pathologie mentale et des maladies de l'encéphale.	BALL.
Clinique des maladies du système nerveux.	CHARCOT.
Clinique chirurgicale	{ TILLAUX.
	LE FORT.
	DUPLAY.
	LE DENTU.
Clinique ophtalmologique	PANAS.
Clinique des maladies des voies urinaires.	GUYON.
Clinique d'accouchements.	{ TARNIER.
	PINARD.

Professeurs honoraires : MM. SAPPEY, HARDY, PAJOT, REGNAULD, VERNEUIL

Agrévés en exercice : MM.

ALBARAN.	DELBET.	MARFAN.	REITTERER.
ANDRE.	FAUCONNIER.	MARIE.	RICARD.
BALLET.	GAUCHER.	MAYGRIER.	ROGER.
BAR.	GILBERT.	MENETRIER.	SCHWARTZ.
BRISAUD.	GLEY.	NELATON.	SEBILLEAU.
BRUN.	HEIM.	NETTER.	TUFFIER.
CHANTEMESSE.	JALAGUIER.	POIRIER, chef des	VARNIER.
CHARRIN.	LEJARS.	travaux anatomiques.	VILLEJEAN.
CHAUFFARD.	LETULLE.	QUENU.	WEISS.
DEJERINE.			

Secrétaire de la Faculté : M. CH. PUPIN.

Par délibération en date du 9 décembre 1798, l'École a arrêté que les opinions émises dans les dissertations qui lui seront présentées doivent être considérées comme propres à leurs auteurs, et qu'elle n'entend leur donner aucune approbation ni improbation.

A MON PÈRE, A MA MÈRE, A MON FILS

A LA MÉMOIRE DE MA FEMME

A LA MÉMOIRE DE MON FRÈRE

A MON MAITRE M. DEHÉRAIN

A MES PARENTS, A MES AMIS

A MON PRÉSIDENT DE THÈSE

M. LE PROFESSEUR LABOULBÈNE

A MON MAITRE M. BERTHELOT

A MES MAITRES

APPLICATION

DES LOIS DE LA DISSOCIATION

A L'ÉTUDE

DES PHÉNOMÈNES BIOLOGIQUES

On sait que les composés dont les éléments sont susceptibles d'union directe ne prennent cependant naissance qu'à une certaine température et que, à un degré plus élevé dans l'échelle des températures, leur décomposition peut avoir lieu.

Pendant longtemps on a admis que cette décomposition n'obéissait à aucune loi, ou du moins que la vitesse du phénomène dépendait d'un nombre infini de variables dont la détermination semblait impossible.

Les travaux de H. Sainte-Claire Deville sur la Dissociation sont venus montrer qu'elle s'accomplit au contraire suivant des lois excessivement simples et que les phénomènes de production et de destruction des composés directs sont tout à fait comparables à ceux de la formation et de la condensation des vapeurs. Ils ont établi de plus que la séparation de deux éléments commence à une température bien inférieure à celle que leur combinaison développe et que, par conséquent, à cette température, la combinaison est toujours incomplète.

« Les vues de Newton sur l'affinité, dit Dumas (1), ont rencontré un appui inattendu et considérable dans les belles et importantes recherches que M. H. Sainte-Claire Deville a consacrées au phénomène de la Dissociation, l'une des plus grandes acquisitions, non seulement de la chimie, mais même de la philosophie naturelle. En découvrant ce phénomène capital, il a ouvert une voie nouvelle à sa science en rattachant les décompositions chimiques par un lien étroit au phénomène purement physique de la formation des vapeurs. »

Les travaux des élèves et continuateurs de Sainte-Claire Deville ont confirmé ces paroles de Dumas et la notion de dissociation a éclairé bien

(1) Remarques sur l'affinité, *Ann. de Ch. et Ph.* (4), t. XV, p. 70.

des phénomènes pour lesquels les chimistes et les minéralogistes n'avaient jusqu'alors pu trouver une explication plausible.

La Chimie n'avait pas seule à bénéficier de cette découverte capitale ; aussi en appliquant à l'étude des phénomènes biologiques la notion de dissociation, ai-je été amené à quelques résultats intéressants sur lesquels je crois devoir appeler l'attention des physiologistes.

Mais avant d'entrer dans les développements que comporte ce sujet, on me permettra de rappeler en quelques mots ce qu'on entend par dissociation et quels sont les phénomènes dont nous trouvons les analogues en Biologie.

LES LOIS DE LA DISSOCIATION

Considérons un liquide quelconque enfermé dans un vase à une température donnée t , au bout d'un certain temps, la vapeur qu'il émet sera saturée, c'est-à-dire que la pression P de cette vapeur sera égale à la tension maximum pour la température t . Si cette vapeur remplit seule l'espace non occupé par le liquide, c'est-à-dire si le vide existait primitivement, la pression P est égale à la dépression que l'on noterait sur un baromètre dont la chambre serait mise en communication avec le vase. Nous pouvons encore l'exprimer par le rapport entre la hauteur du mercure dans le baromètre ainsi disposé et la pression atmosphérique, ou bien par le rapport entre les volumes de vapeur ramenés à 0° et à 760 millimètres qui remplissaient l'espace considéré à la température t et à la température de l'ébullition du liquide considéré.

Si le liquide se vaporise en présence d'un gaz, sans action chimique sur le liquide ou sur la vapeur, l'équilibre sera rétabli lorsque le rapport entre les pressions relatives de la vapeur et du mélange gazeux, ou, ce qui revient au même, entre leurs volumes ramenés à 0° et à 760 millimètres sera devenu égal au rapport qui existe entre la tension maximum à t° de la vapeur considérée et la pression du mélange de gaz et de vapeur.

Tant que la température t demeurera invariable, tous ces rapports seront exprimés par le même nombre, autrement dit, la pression de la vapeur émise et invariable pour une température donnée.

Si l'on chauffe, une nouvelle quantité de liquide se vaporise et l'on obtiendra un nouvel état d'équilibre si après avoir augmenté, la température devient de nouveau stationnaire.

Au contraire, si l'on vient à refroidir le système, une partie de la vapeur se condensera jusqu'à ce que la température étant devenue de nouveau stationnaire, la pression de la vapeur soit devenue égale à la tension maximum qui caractérise cette nouvelle température.

D'autre part, si à une température donnée on augmente la pression de la vapeur dans l'espace considéré, par exemple, en y introduisant une

certaine quantité de cette même vapeur toute formée, cette quantité surnuméraire se condensera en totalité, et le volume ramené à 0 degrés et à 760 millimètres de la vapeur primitivement contenue dans l'espace considéré n'aura pas subi la moindre variation. Inversement, si par un moyen quelconque on enlève une certaine quantité de vapeur, le liquide en émettra une quantité rigoureusement égale.

En somme, quoi qu'on fasse, pourvu que la vapeur soit en présence du liquide qui lui a donné naissance et que la pression à laquelle est soumis le mélange ne varie pas, la quantité de vapeur contenue dans un espace donné demeure invariable.

J'insiste à dessein sur ces mots : *quantités, volumes*, — alors qu'on a l'habitude de ne considérer que les pressions, parce qu'ils me permettront de mieux faire saisir les analogies qui existent entre la vaporisation et la dissociation, quand il s'agira d'appliquer ces notions aux fluides incompressibles. Cela n'a rien que de très rationnel ; en effet, le volume de vapeur qui remplirait un espace égal à l'unité sous une pression de 76 millimètres, la pression extérieure étant 760, remplirait, sous la pression de 760 millimètres, un espace dix fois moins grand. La tension de vapeur serait exprimée par le rapport $\frac{76}{760} = \frac{1}{10}$, c'est-à-dire par un rapport rigoureusement égal à celui qui existe entre le volume ramené à 760 millimètres de la vapeur qui remplissait l'espace considéré sous la pression de 76 millimètres et le volume de vapeur qui remplirait le même espace sous la pression de 760 millimètres, c'est-à-dire à la température de l'ébullition du liquide.

Nous serions arrivé au même résultat, si au lieu des volumes nous avions envisagé les quantités en poids.

Si dans ce qui précède on remplace le mot *condensation* par celui de *combinaison*, le mot *vaporisation* par celui de *décomposition* ; si au lieu de parler d'un liquide qui se transforme en vapeurs, on parle d'un composé qui se sépare en ses éléments, si, enfin, au lieu de chaleur latente de vaporisation on fait intervenir la chaleur de formation prise en signe contraire, tout ce que nous venons de dire s'applique à la décomposition des composés susceptibles de se former par l'union directe de leurs composants. Tout est absolument parallèle dans ces phénomènes.

Henri Sainte-Claire Deville a donné le nom de *dissociation* à cette décomposition limitée par la tendance à la reconstitution, absolument analogue à la transformation d'un liquide en vapeur et par analogie avec la *tension maximum* ; il appelle *tension de dissociation* à une température donnée la pression qu'exercent à cette température les éléments du composé qui se détruit, lorsque, par suite de la température devenue stationnaire, la décomposition s'arrête. La *tension de dissociation* permet d'estimer au milieu d'une masse gazeuse en décomposition partielle la proportion des éléments mis en liberté.

Elle représente aussi, dans une combinaison incomplète, le rapport des éléments restés libres aux éléments déjà combinés.

A la même température, ces deux quantités sont représentées par le même nombre, de même que lorsque la tension maximum pour une température est atteinte, le liquide cesse de fournir des vapeurs et les vapeurs de se condenser en rosée.

La décomposition des combinaisons directes présente cependant certaines particularités qui n'ont pas d'analogues dans la formation des vapeurs.

Tandis que dans la formation des vapeurs nous n'avons à considérer que la tension de la vapeur, sans nous occuper autrement du solide et du liquide puisque ce ne sont pas des fluides élastiques, nous avons au point de vue de la dissociation trois cas à considérer :

1° Le composé et ses composants sont gazeux, ou le composé et l'un au moins de ses composants sont gazeux. Dans ce cas, la dissociation est quelque chose de très complexe, puisque la pression du corps qui se décompose intervient dans le phénomène, et que, de plus, elle varie en sens inverse de l'étendue de la décomposition. Nous n'insisterons pas sur ce sujet, qui ne nous a présenté jusqu'à présent aucun analogue chez les êtres organisés ;

2° Le composé est solide, ou liquide, et sa tension de vapeur est négligeable à la température de l'expérience. C'est le cas-type de la dissociation, le mieux étudié et celui qui a permis de rapprocher les phénomènes de dissociation de la formation des vapeurs ;

3° Le composé et l'un au moins de ses composants sont solubles. C'est ce que M. Ditte a appelé *dissociation par les liquides*, ou *dissociation des liquides*. Comme nous le verrons, ce cas, est celui dont les applications en Biologie sont les plus fécondes.

Ici nous n'avons plus de tension, puisque les éléments en présence ne sont plus des fluides élastiques ; cependant M. Ditte a cru devoir conserver ce terme, pour bien établir que les phénomènes qu'il a étudiés ne sont qu'un cas particulier du phénomène plus général de la dissociation. Quant à nous, afin d'éviter tout malentendu, nous nous servirons du mot *tension*, toutes les fois que nous voudrions désigner des pressions, et du mot *coefficient* toutes les fois que nous voudrions désigner des rapports de volumes ou de poids. Comme nous l'avons dit plus haut, ces différents rapports, envisagés au point de vue de la formation des vapeurs, étant exprimés par le même nombre, nous n'altérons en rien les analogies qui rapprochent la dissociation de ce phénomène.

Étudions maintenant un cas bien net de dissociation, et voyons quelles sont les conséquences de cette notion nouvelle.

Nous prendrons pour type la décomposition du carbonate de chaux étudiée par Debray (4).

(4) Debray. *C. R. Ac. des Sc.*, t. LXIV, p. 603.

La décomposition du spath d'Islande dans le vide, nulle à 350 degrés est à peine sensible à 440 degrés. C'est à peine si à cette température la surface des cristaux se ternit. A 860 degrés il se dégage de l'acide carbonique, et le dégagement s'arrête lorsque le gaz exerce dans l'appareil une tension de 85 millimètres de mercure. Le reste du carbonate de chaux ne subira plus de décomposition, tant que la température restera stationnaire. Si l'on enlève de l'acide carbonique, la tension diminue, mais immédiatement le carbonate de chaux encore inaltéré commence à se décomposer et à fournir de l'acide carbonique, jusqu'à ce que la tension de 85 millimètres soit de nouveau atteinte. Si on laisse refroidir l'appareil, un phénomène inverse prend place, la chaux et l'acide carbonique se recombinent, et à 350 degrés le vide se rétablit dans le tube où l'on fait l'expérience.

Tout se passe de la même façon si l'on a introduit primitivement un mélange de chaux et de carbonate de chaux : ce qui montre bien que, comme dans la formation des vapeurs, la tension maximum est indépendante de la masse non gazeuse sur laquelle on opère ; mais si, dans ces conditions, à la température de 860 degrés, quand la tension de 85 millimètres est établie, on fait entrer dans l'appareil une certaine quantité d'acide carbonique, la tension devient plus forte. Alors la chaux libre s'empare de l'excès d'acide carbonique, et au bout d'un certain temps, la tension retombe à 85 millimètres, — chiffre caractéristique.

A 1040 degrés, les phénomènes se reproduisent d'une façon identique, à cela près que la décomposition de carbonate de chaux s'arrête seulement lorsque la tension du gaz carbonique devient égale à 520 millimètres. Ainsi à 1040 degrés par exemple, si l'on fait passer dans l'appareil un courant de gaz carbonique à la pression de 530 millimètres, la chaux se transforme en carbonate et le spath d'Islande ne subit aucune décomposition, et cela parce que la tension de l'acide carbonique dans l'appareil est toujours supérieure à 520 millimètres. A la même température, la chaux n'absorbera pas trace d'acide carbonique et le spath sera entièrement décomposé si l'on fait circuler dans l'appareil un courant d'acide carbonique sous une pression inférieure à 520, 510 millimètres par exemple.

Les mêmes éléments sont en présence ; seule la pression de l'acide carbonique a varié de quelques millimètres, et cela a suffi pour que le phénomène change de sens. Ces expériences nous montrent qu'à chaque température correspond une valeur particulière, mais constante, de la tension du gaz, produit de la décomposition ; et que cette tension, dite de *dissociation* va croissant à mesure que l'on chauffe davantage. On voit qu'il y a là analogie complète avec le phénomène de la formation des vapeurs, caractérisé par une tension maximum invariable pour une même température mais croissant si la température s'élève. De même que l'on peut vaporiser totalement un liquide à une température très basse, pourvu qu'on enlève la vapeur à mesure qu'elle se forme, de

manière à empêcher la tension de s'établir, de même la décomposition du carbonate de chaux peut devenir complète à 860 degrés, par exemple, si l'on enlève l'acide carbonique à mesure qu'il se dégage, de manière à l'empêcher d'atteindre dans l'appareil la pression de 85 millimètres, valeur de la tension de dissociation pour cette température.

Dans l'expérience que nous venons de rapporter, on voit la tension de dissociation croître dans le même sens que la température; il n'en est pas toujours ainsi.

Dans certains cas, la tension de dissociation est susceptible de passer par un maximum; au delà elle décroît alors que la température augmente. C'est ce qu'on remarque chez les corps qui jouissent de la propriété très remarquable de prendre naissance à une température plus élevée que celle de leur décomposition. C'est le cas du sous-chlorure et du sous-fluorure de silicium; qui sont très stables au rouge blanc, ainsi qu'aux températures ordinaires et qui n'ont une tension de dissociation qu'au rouge vif pour le sous-fluorure, que vers 700 degrés pour le sous-chlorure. Si à partir du rouge blanc on abaisse lentement la température, la décomposition de sous-fluorure devient bientôt complète; si, au contraire, on refroidit très brusquement, il subsiste, ce qui a permis de l'isoler.

Ce n'est pas seulement lors de la décomposition limitée d'un corps composé que l'on remarque des phénomènes analogues à la formation des vapeurs; on en rencontre également lorsqu'on étudie certaines modifications allotropiques.

Le cyanogène gazeux soumis à l'action de la chaleur se transforme en un isomère solide, le paracyanogène, mais ce dernier, chauffé à une température plus élevée, subit la transformation inverse, et donne du cyanogène. Voici d'après MM. Troost et Hautefeuille (1) la marche du phénomène.

C'est seulement vers 500 degrés que le cyanogène commence à se transformer en paracyanogène; mais à cette même température, le paracyanogène donne du cyanogène gazeux.

Suivant les conditions de l'expérience, l'une ou l'autre de ces réactions l'emporte; si le cyanogène gazeux est en majorité il se transforme presque entièrement en paracyanogène; si, au contraire, on enlève, au fur et à mesure, le gaz produit, on peut transformer presque complètement le paracyanogène en cyanogène.

Tout dépend de la température et de la tension du cyanogène: il se passe là un phénomène analogue à celui qu'on observe quand on chauffe un mélange de chaux et de carbonate de chaux dans un courant de gaz carbonique. MM. Troost et Hautefeuille ont montré que, en effet, l'explication est la même, et ils ont donné à la tension limite le nom de *tension de transformation*. Cette tension augmente à mesure que l'on chauffe, et,

(1) *C. R. Ac. des Sc.*, t. LXVI, p. 735 et 795.

à une température donnée, la transformation de l'un des isomères en l'autre s'effectue jusqu'à ce que le gaz qui en résulte, ou qui demeure sans se transformer, ait atteint une tension invariable pour une température donnée.

Si l'on diminue la pression du cyanogène, on augmente la quantité du paracyanogène transformé ; si, au contraire, on l'augmente, une partie du cyanogène repasse dans l'état allotropique de paracyanogène.

Cette transformation est donc encore un phénomène analogue de tous points à la formation des vapeurs, la tension de transformation, jouant dans le premier phénomène un rôle tout à fait comparable à celui de la tension maximum de la vapeur dans le second.

Il y a donc analogie complète entre les lois de la dissociation, de la transformation allotropique et de la formation des vapeurs.

Il est à remarquer toutefois que, tandis que la condensation d'une vapeur dans une enceinte à température variable s'effectue au point le plus froid, suivant le principe de Watt ; c'est au point le plus chaud que s'effectuent avec le plus de facilité les transformations allotropiques. Quant au phénomène de la dissociation, l'existence d'un maximum de tension prouve que l'énergie de la réaction peut être plus grande en un point qui n'est ni le plus chaud ni le plus froid.

Pour terminer notre exposé général des Lois de la dissociation, il ne nous reste plus qu'à examiner le cas où le composé, et l'un au moins de ses composants, sont solubles. M. Ditte a fait une étude complète de ce cas particulier, auquel il a donné le nom de *Dissociation par les liquides* (1).

Pour fixer les idées, nous étudierons d'après cet auteur la décomposition par l'eau du sulfate double de potasse et de chaux.

Le sulfate de chaux est légèrement soluble dans l'eau ; si nous ajoutons à sa dissolution une quantité convenable de sulfate de potasse, il se forme un précipité cristallin, ayant pour formule $2(\text{CaO} \cdot \text{SO}^3) \cdot \text{KO} \cdot \text{SO}^3 \cdot 3\text{HO}$ et qui est un sulfate double de potasse et de chaux.

Rien ne se produit, tant que la quantité de sulfate de potasse introduite dans un litre de solution de sulfate de chaux est inférieure à 26 grammes. Mais dès que cette limite est atteinte, on voit apparaître le précipité et toute nouvelle quantité de sulfate de potasse qu'on ajoute à la dissolution est apte à se combiner avec le sulfate double de potasse et de chaux.

Par suite, une quantité quelconque de sulfate double de potasse et de chaux, introduite à la température de 45 degrés dans une dissolution renfermant par litre 26 grammes de sulfate de potasse, ne subit aucune décomposition.

En définitive, la décomposition du sulfate double de potasse et de chaux sous l'influence de l'eau à 45 degrés, s'effectue de telle sorte qu'un litre de liqueur contienne d'une façon permanente 26 grammes de sulfate de

(1) A. Ditte. *Ann. Sc. de l'Ec. Norm. Sup.*, mars 1876.

potasse; une liqueur de cette composition est alors sans action chimique sur le sulfate double de potasse et de chaux. A cette température, il faut donc que le liquide qui baigne le sel ait une composition définie et constante pour que l'équilibre subsiste; si l'on ajoute de l'eau, une partie du sel se décomposera et fournira du sulfate de potasse à la liqueur, jusqu'à ce que sa teneur en sulfate de potasse soit redevenue égale à 26 grammes par litre: si, au contraire, on ajoute du sulfate de potasse, la quantité ajoutée se combine avec le sulfate de chaux en admettant qu'il y en ait en excès dans le précipité, il se fait du sulfate double de potasse et de chaux, et la teneur du liquide en sulfate de potasse redevient égale à 26 grammes par litre.

La quantité de sulfate de potasse nécessaire pour que la décomposition du sel double n'ait plus lieu augmente avec la température, mais il est à remarquer que le poids du sulfate de potasse dissous reste toujours de beaucoup inférieur à celui que peut dissoudre un litre d'eau à la même température.

En résumé, lorsqu'il s'agit de la décomposition d'un sel par un liquide, il existe pour chaque température une liqueur de constitution telle que, suivant qu'on en fait varier la concentration dans un sens ou dans l'autre, il y a décomposition ou formation du sel considéré. En d'autres termes, quel que soit le point de départ, le sens du phénomène est toujours tel que la liqueur revienne à cette concentration limite.

La décomposition d'un sel par un liquide rentre donc bien dans la catégorie des phénomènes de dissociation, et les lois que H. Sainte-Claire-Deville a formulées sont applicables, en remplaçant la *tension de dissociation* de l'élément gazeux qui se dégage par le *poids* de l'élément que le dissolvant enlève et qui se répartit dans un volume déterminé de la liqueur. Pour la facilité du langage, M. Ditte emploie néanmoins le terme *tension*, mais avec l'acception que nous venons de formuler. Comme ce terme ne peut être compris qu'autant qu'on connaît les motifs qui ont milité en faveur de son adoption nous préférons employer le mot *coefficient de dissociation*, qui répond à la même définition et qui a l'avantage d'être moins paradoxal.

En somme, que la dissociation soit produite par la chaleur appliquée directement ou en présence d'un dissolvant ou par un dissolvant seul, les phénomènes sont les mêmes; seule la définition de la tension change. Dans la suite nous emploierons le mot *tension* toutes les fois que nous envisagerons des rapports de pressions, et le mot *coefficient* lorsqu'il s'agira de rapports de poids.

Il nous resterait maintenant à examiner quelles applications à la Biologie j'ai tirées de ces lois; mais il est préférable pour aborder fructueusement ce sujet, de donner un ensemble général et succinct de l'état de la question au moment où j'ai commencé mes recherches.

MIGRATION ET ACCUMULATION DES RÉSERVES DANS L'ORGANISME.

Les premières et nous pouvons même dire les seules expériences qui aient eu pour but d'élucider le problème de l'accumulation des réserves ont été faites il y a vingt-cinq ans par M. Dehérain (1).

Ce savant a montré qu'en mettant en jeu de simples forces physiques, comme la diffusion et la précipitation, on pouvait faire pénétrer à travers une membrane certains éléments choisis à l'exclusion des autres, imitant en cela le choix qu'exécutent les plantes vivant au sein d'une dissolution complexe, la préférence que montrent certains tissus en accumulant une seule des substances qui se trouvent à l'état dissous dans les tissus avoisinants.

M. Dehérain n'avait alors en vue que l'accumulation des matières minérales par les plantes; ce n'est que plus tard, lorsqu'il a montré que l'amidon produit dans la feuille d'une céréale allait s'accumuler dans le grain en prenant d'abord la forme soluble, qu'il a pensé que l'explication antérieurement admise trouvait une nouvelle application dans l'accumulation des réserves hydrocarbonées insolubles.

Voici l'expérience capitale qui sert de base au travail en question :

On place dans un vase de verre renfermant une dissolution de sulfate de cuivre un vase poreux, comme ceux qu'on emploie dans les piles hydro-électriques. Ce vase intérieur est rempli d'eau distillée, et le niveau du liquide est le même dans les deux vases. Après quatre jours, 40 centimètres cubes de la dissolution intérieure renfermant autant de sel que 40 centimètres cubes de la dissolution extérieure, l'équilibre est établi. A ce moment on verse dans le vase poreux quelques gouttes d'eau de baryte, on précipite ainsi une partie du sulfate de cuivre à l'état de sulfate de baryte et d'oxyde de cuivre; la dissolution intérieure est appauvrie en sulfate de cuivre par cette précipitation, l'équilibre est rompu, et un nouvel afflux de sel venant du vase extérieur tend à le rétablir. Si l'on renouvelle la précipitation, on détermine un nouvel afflux consécutif de sulfate de cuivre dans le vase intérieur. En répétant fréquemment ces précipitations, il arrive un moment où tout le sulfate de cuivre primitivement contenu à l'état de dissolution dans le vase extérieur se trouve maintenant accumulé dans le vase intérieur à l'état de sulfate de baryte et d'oxyde de cuivre.

Si la dissolution primitive avait été additionnée d'un sel non précipitable par l'eau de baryte, ce sel aurait d'abord diffusé de l'extérieur vers l'intérieur; mais lorsque l'équilibre aurait été établi, la teneur de l'eau

(1) P. Dehérain. Recherches sur l'assimilabilité des substances minérales par les plantes (Mémoire couronné par l'Académie des sciences. Prix Bordin). *Ann. des Sc. nat. (Bot)*, (4), t. VIII, p. 165.

des deux vases n'aurait plus varié, tandis que, sous l'influence des précipitations répétées, le sulfate de cuivre du vase extérieur aurait pénétré en totalité dans le vase intérieur.

On aurait donc assisté dans cette expérience à un véritable choix exécuté par le vase poreux qui se serait chargé de sulfate de cuivre devenu insoluble, tandis qu'une fois l'équilibre établi, la proportion des sels solubles contenus dans les deux vases n'aurait pas varié pendant toute la durée de l'expérience. La cause de ce choix est unique, le sulfate de cuivre s'accumule dans le vase intérieur parce que là il passe à l'état insoluble et qu'alors il échappe aux lois de la diffusion.

Etudions maintenant, d'après M. Dehérain, un cas bien défini : l'accumulation de l'amidon dans le fruit d'une céréale.

Sous l'influence des rayons solaires, les parties vertes de la plante absorbent l'acide carbonique que renferme l'air ambiant et lui rendent un volume à peu près égal d'oxygène.

Cette assimilation d'acide carbonique se traduit immédiatement par un dépôt d'amidon dans l'intérieur ou dans le voisinage des grains de chlorophylle.

Par quelle suite de transformations le gaz carbonique absorbé donne-t-il naissance à de l'amidon ? Nous pouvons tout au plus l'imaginer, car jusqu'à présent il a été impossible d'en observer les phases, aussi bien que d'en reproduire synthétiquement quelques-unes. La seule chose qui jusqu'ici nous paraît sinon évidente, du moins indispensable, c'est la formation d'un glucose précédant celle de l'amidon.

Lorsque l'obscurité vient à succéder à la lumière du jour, l'absorption du gaz carbonique par les parties vertes cesse, un autre phénomène prend place : l'amidon formé à la lumière disparaît, un glucose se forme et se dissémine par diffusion dans toutes les parties de la plante, ce qui fait dire que le glucose était la forme de voyage de l'amidon, expression imagée qui rend bien compte de la réalité des faits, car l'amidon, substance insoluble, resterait indéfiniment à l'endroit où il a pris naissance s'il ne se transformait en glucose, substance soluble, diffusible, et par suite capable de se transporter partout où se fait sentir le besoin de matériaux hydrocarbonés.

Ce glucose est le plus souvent employé en nature, brûlé dans l'acte respiratoire et transformé en nouveaux tissus ; mais parfois la plante constitue dans certains de ses organes et spécialement dans les embryons des réserves qui ne seront utilisées que dans des cas bien déterminés.

Ces réserves doivent échapper à la consommation journalière et par conséquent s'accumuler. Le glucose ne convient pas pour cet usage, puisqu'il est diffusible ; il se transforme donc en amidon, et l'accumulation de l'amidon se fait dans ce cas comme l'accumulation du sulfate de cuivre dans l'expérience de M. Dehérain. En pénétrant dans la cellule où se constitue la réserve, le glucose soluble se transforme en amidon

insoluble, de même que le sulfate de cuivre soluble s'était accumulé dans le vase poreux par suite de sa transformation en sulfate de baryte et oxyde de cuivre insolubles.

Dans cette revue rapide des transformations et du processus de l'accumulation de l'amidon nous avons passé, sans nous y arrêter, sur un certain nombre de points dont l'importance a toujours été jusqu'à nos recherches, considérée comme secondaire, mais dont l'étude que nous allons maintenant reprendre en détail va nous amener à des résultats importants.

APPLICATION DE LA NOTION DE DISSOCIATION A L'ÉTUDE DES MIGRATIONS ET DE L'ACCUMULATION DES RÉSERVES HYDROCARBONÉES.

1° Comment l'amidon chlorophyllien se transforme-t-il en glucose ? et puisque le glucose semble avoir précédé l'apparition de l'amidon, pourquoi cette transformation intermédiaire qui semble ne répondre à aucun besoin ?

2° Comment s'effectue dans la feuille la transformation de l'amidon en glucose, alors que dans nos laboratoires nous ne sommes arrivés à reproduire qu'un phénomène analogue et encore, après avoir fait subir à l'amidon une opération préalable et en employant des températures auxquelles l'organisme ne pourrait résister.

3° Comment se fait-il que parfois la migration de l'amidon change de sens et qu'au lieu d'assister au transport de l'amidon de la feuille à l'organe qui emmagasine cette réserve, nous voyons inopinément l'amidon se diriger de cette réserve vers un point quelconque de la plante ?

4° Enfin, si l'insolubilité de l'amidon nous permet d'expliquer la formation de cette réserve, comment pourrions-nous expliquer l'accumulation d'une substance soluble en un point donné de l'organisme ? le sucre de canne par exemple dans la betterave.

Partant de ce fait que l'empois d'amidon soumis à l'action de la diastase du malt est transformé en maltose et dextrine, voici comment on a longtemps expliqué la dissolution de l'amidon dans une graine de céréale en germination, seul cas où l'on avait constaté la présence d'un ferment soluble.

1° Il se développe pendant la germination un principe qui transforme l'amidon cru en quelque chose d'analogue à l'empois.

2° Le sucre réducteur qui se forme pendant la germination et qu'on appelle du glucose est en réalité du maltose.

3° La dextrine est détruite au fur et à mesure de sa formation, puisqu'on n'en rencontre pour ainsi dire jamais.

Or rien de tout cela n'a encore été démontré. La transformation de l'empois et celle de l'amidon physiologique suivent des processus tout différents.

Les recherches de O'Sullivan relatives à l'action de la diastase du malt

sur l'empois d'amidon ont eu plutôt pour but la fabrication rationnelle de la bière que la physiologie de la germination. La dissolution de l'amidon du malt a lieu à une température élevée (60 à 65°) ; encore faut-il remarquer que cet amidon n'est plus dans les conditions physiologiques, puisqu'il a subi l'action de la chaleur lors de la torréfaction du malt.

A la suite de recherches d'un auteur allemand, dont le nom nous échappe, nous avons pensé que la pression pouvait bien être un des facteurs du problème et qu'à des pressions allant jusqu'à 14 atmosphères que l'auteur avait constatées dans les cellules, la diastase pouvait fort bien opérer les transformations que nous voyons s'opérer sans que la température s'élève de beaucoup au-dessus de la normale.

Dans ce but, nous avons rempli, avec de l'amidon cru en suspension dans une solution de diastase du malt, des tubes thermométriques construits de telle façon que la dilatation produite par l'élévation de la température produisît la pression voulue. On chauffa ainsi, à une température de 30 degrés, et sous une pression qu'on pouvait évaluer à 8 atmosphères, un mélange d'amidon cru et de diastase du malt en dissolution. Dans ces conditions, nous avons obtenu au bout de vingt-quatre heures des quantités très appréciables d'un sucre réducteur sans mélange de dextrine, alors que, jusque-là, l'action saccharifiante de la diastase sur l'amidon cru était niée par tous les expérimentateurs. Mais en examinant attentivement un tube témoin, chauffé dans les mêmes conditions à la pression ordinaire, nous y trouvâmes aussi une certaine quantité de sucre réducteur moindre, il est vrai, que lorsqu'on fait agir la pression.

La pression était donc bien un des facteurs du problème, mais nous avons aussi pu constater ce fait vraiment nouveau : *à la pression ordinaire et à une température de 30 degrés, la diastase transforme l'amidon cru en un sucre réducteur sans mélange de dextrine.*

Tous les observateurs qui se sont occupés de la question ont été tellement unanimes à nier la transformation directe de l'amidon cru en glucose, qu'il devait y avoir là un point particulier qui distinguait ce phénomène de tous ceux étudiés jusqu'alors en Biologie. C'est cette inconnue que nous nous sommes appliqué à dégager, car notre première expérience ne pouvait laisser aucun doute ; l'amidon employé était pur de toute substance possédant un pouvoir réducteur, on dosait rigoureusement, par la méthode d'Allihn, le sucre réducteur contenu dans la solution de diastase employée ainsi que celui qui y apparaissait après un séjour de vingt-quatre heures à 30 degrés, enfin on n'a constaté la présence d'aucun microbe.

Les premiers résultats obtenus paraissaient assez paradoxaux : Plus on emploie de diastase et plus la dissolution est concentrée et moins il se fait de sucre ; dans certains cas même, on ne retrouvait pas à la fin tout le sucre qu'on aurait dû trouver d'après les tubes témoins, disons tout de suite que ces cas se sont produits quand nous n'avions pas le soin de

maintenir la constance des volumes et l'égalité de dilution des tubes témoins.

L'élévation de la température conduit aux mêmes résultats.

Cependant quand on emploie des quantités très faibles de diastase, aussi exempte de sucre que possible, sans toutefois avoir été trop longtemps en contact avec l'alcool (1) et en expérimentant à des températures aussi rapprochées que possible, voici ce qu'on peut constater :

Au-delà de 45 degrés, l'amidon cru ne subit aucune modification sous l'action de la diastase.

Au dessous de 45 degrés, la diastase transforme l'amidon cru en un sucre réducteur sans mélange de dextrine.

Cette diminution de l'énergie de la réaction, alors qu'on élève la température, nous montrent bien qu'il n'y a pas là deux actions qui se complètent, et qui feraient rentrer ce phénomène dans le cas plus général de la dissolution de l'empois, c'est-à-dire transformation de l'amidon en une substance ressemblant à l'empois, puis action de la diastase sur cette substance. Le phénomène diffère totalement de la transformation de l'empois sous l'influence de la diastase et, ce qui l'en éloigne encore plus, c'est que la transformation de l'amidon cru n'est pas indéfinie, ni fonction du temps et de la quantité de diastase employée, comme dans un phénomène chimique ordinaire.

Cette transformation s'arrête lorsque la liqueur contient une certaine quantité de sucre réducteur, quantité qui varie avec la température et la pression, mais qui est toujours la même pour une température et une pression donnée. Cet arrêt est tout à fait indépendant des quantités d'amidon et de diastase en présence. Il se produit toujours, quand les quantités d'eau et de sucre sont dans un rapport donné qui ne varie qu'avec la température. Si l'on fait varier les termes de ce rapport en ajoutant de l'eau, ou bien en enlevant du sucre par osmose, la dissolution de l'amidon recommence jusqu'à ce que le rapport limite soit de nouveau atteint. Dans une expérience où on avait introduit dans deux flacons identiques 300 milligrammes d'amidon avec des quantités différentes de diastase, l'un des vases A avait reçu une solution de diastase contenant plus de 4 gramme de sucre réducteur au litre, l'autre, B, cette même solution quatre fois plus étendue. Dans ce dernier vase plongeait un large tube fermé à sa partie inférieure par une membrane de papier parchemin et contenant de l'eau distillée qu'on renouvelait chaque jour. Ces deux vases étaient maintenus à la température de 34 degrés. Au bout de quatre jours le vase B ne contenait plus d'amidon, tandis qu'en recueillant et pesant celui qui restait dans le vase A, on retrouvait la quantité primitivement introduite.

(1) Ce qui n'est pas le cas pour la diastase du malt, qui contient toujours beaucoup de sucre, dont on ne peut la débarrasser que par des lavages prolongés à l'alcool. Il est préférable d'employer la diastase des feuilles.

Or, à 34 degrés, le rapport limite auquel s'arrête la réaction est voisine de 1 gramme au litre; la diastase du vase A contenant déjà une quantité de sucre supérieure à ce rapport, la dissolution de l'amidon n'a pu se produire, tandis que, dans le vase B, où la diastase contenait quatre fois moins de sucre et où on enlevait par osmose le sucre produit au fur et à mesure de sa production, le rapport limite n'a jamais été atteint et la transformation de l'amidon en sucre a été complète.

La quantité de sucre qui produit l'arrêt de la réaction est toujours fort minime; comme nous venons de le voir, à 40 degrés elle est voisine de 1 gramme par litre. De plus, les solutions de diastase du malt aux concentrations où on les emploie d'ordinaire contiennent toujours une quantité de sucre ou de substance saccharifiable supérieure à 1 p. 400 à moins qu'on ait prolongé les lavages à l'alcool auquel cas la diastase n'agit plus sur l'amidon cru ainsi que nous avons pu nous en assurer. On comprend donc facilement qu'on ait nié longtemps la dissolution de l'amidon cru par la diastase, puisque, à moins d'employer des solutions excessivement étendues, le phénomène ne pouvait pas se présenter aux yeux des observateurs. Il est probable aussi qu'on a toujours été tenté d'opérer à des températures voisines de celles où la transformation de l'empois se faisait le mieux et, qu'à ces températures, en effet, l'amidon cru n'est jamais attaqué par la diastase (1).

Ce phénomène ne ressemble-t-il pas, de tous points aux phénomènes de dissociation et de transformation que nous avons étudié dans la première partie de ce travail? Il ressemble bien plus à un cas particulier de ces phénomènes, la saponification des éthers à acides organiques que M. Berthelot avait étudiée longtemps avant que la notion de dissociation ait fait son apparition dans la science. Dans l'état actuel de nos connaissances, nous considérons en effet l'amidon comme un éther mixte du glucose; or, dans la saponification d'un éther par l'eau, on voit la saponification s'effectuer lentement et s'arrêter lorsqu'il existe entre l'eau, l'acide, l'al-

(1) Dans un travail sur l'amylase de l'urine publié en 1889, M. Dubourg a constaté que cette diastase saccharifiait l'amidon cru, ce qui la distingue, dit-il, de l'amylase du malt, mais il ne paraît pas avoir vérifié l'exactitude de cette action négative. L'action de l'amylase de l'urine doit être en effet plus nette à cet égard que celle de l'orge germée, car elle ne contient pas de sucre comme cette dernière et nous avons montré que suivant les proportions de sucre qu'elle renferme, la diastase du malt peut ou ne peut pas saccharifier l'amidon cru.

D'autre part M. Lindet, dans la séance du 4 mars 1889 a communiqué à l'Académie des sciences une note où il montre : 1° que l'accumulation du maltose dans un moût cause l'arrêt de la saccharification même; 2° que la diastase reprend son action quand le maltose est éliminé, soit à l'état d'acide carbonique et d'alcool par fermentation, soit par précipitation à l'état dérivé de phénylhydraziné insoluble.

cool et l'éther non décomposé un certain état d'équilibre qui varie avec la température, mais qui est toujours le même pour une température donnée. N'est-ce pas, de tous points, ce qui se passe lorsque l'amidon se transforme en sucre réducteur? Les phénomènes sont parallèles; nous n'avons comme différence, que le plus grand degré de complexité qui caractérise les phénomènes de la vie.

Reste à savoir si l'on observe dans l'organisme des phénomènes de ce genre, et si le processus de la dissolution de l'amidon cru, tel que nous venons de le décrire, n'est pas aussi artificiel que celui de la dissolution de l'empois.

A notre connaissance il n'existe qu'un cas en Biologie où un phénomène d'arrêt ait été bien observé et bien étudié et il a précisément trait à la dissolution de l'amidon dans la feuille. Il nous est fourni par M. Cuboni, professeur à l'école d'agriculture de Conegliano (Vénétie) (1).

Après avoir constaté par la méthode de Sachs, qu'à l'obscurité l'amidon des feuilles disparaît entièrement, ce savant a eu l'idée d'examiner ce qui se passerait dans une feuille ne pouvant plus, physiologiquement, communiquer avec la tige par diffusion. Pour réaliser cette condition, il suffit de faire, sur un rameau de vigne, une incision annulaire intéressant le liber mou. On voit alors, à l'obscurité, l'amidon disparaître de toutes les feuilles du rameau, et demeurer inaltéré dans toutes celles qui ont été isolées de la tige par les incisions annulaires. Il n'y a que deux façons d'interpréter ce fait : ou bien c'est un phénomène d'arrêt causé par la présence du sucre qui reste dans la feuille, puisqu'il ne peut plus se répandre par diffusion dans la tige, ou bien, et c'était la conclusion de M. Cuboni, qui ne connaissait pas nos expériences, il manque à la feuille un ferment diastasique qui lui serait fourni en temps ordinaire par la tige.

Cette seconde hypothèse est inadmissible puisque, en 1884, nous avons montré que, dans toutes les feuilles renfermant de l'amidon, on trouvait aussi un ferment diastasique identique à la diastase de l'orge germée, fait qui, l'année suivante, a été confirmé par M. Schimper, professeur à l'Université de Strasbourg (2).

La première hypothèse subsiste donc seule, et l'expérience de M. Cuboni nous semble une preuve physiologique à posteriori de l'exactitude des conclusions que nous avons tirées des recherches que nous venons d'exposer.

Ainsi que nous l'avons vu dans la première partie de ce travail, toutes les fois qu'on constate, dans une réaction, un phénomène d'arrêt causé par la présence d'un des produits de la réaction, cette réaction est réversible c'est-à-dire que, de même que le composé se résout en ses éléments à une température donnée, dans les mêmes conditions, mais à une température

(1) Cuboni. *Arch. italiennes de Biologie*, 1886.

(2) Schimper. *Botanische Zeitung*, 1885.

différente, les éléments sont aptes à se recombinaison pour régénérer le composé. C'est par la prédominance de l'une de ces actions qu'on explique l'état d'équilibre qui correspond à la tension de dissociation.

La transformation de l'amidon en sucre est bien caractérisée, comme nous venons de le voir, par un phénomène d'arrêt; de plus, elle est en quelque sorte calquée sur la dissociation de sous-chlorure et du sous-fluorure de silicium. Ceux-ci, stables aux températures basses et aux températures élevées, se décomposent à des températures qui varient entre 700 degrés et le rouge vif; l'amidon n'est pas transformé en sucre au-dessous de 25 degrés et au-dessus de 45 degrés; la transformation ne s'opère qu'entre 25 degrés et 45 degrés. Toutes ces transformations sont réglées par le rapport existant entre le volume de la liqueur et le sucre réducteur qu'elle contient. De même que le sous-chlorure et le sous-fluorure de silicium se décomposent à une température moyenne, mais se forment à une température plus élevée, il faut, dans le cas de l'amidon, que lorsqu'on dépasse la température de 45 degrés, où le coefficient de transformation devient nul, que le sens de la réaction change et que, sous la même influence, celle de la diastase, le sucre réducteur se change en amidon. De même que, dans le cas du sous-chlorure et du sous-fluorure, si l'on faisait refroidir la liqueur où un tel phénomène viendrait de se passer à froid, on ne retrouverait plus trace de ce phénomène puisque, en refroidissant, on serait passé par les températures où la transformation inverse, celle de l'amidon en sucre, se produit.

Nous n'avons pu, jusqu'à présent, réaliser cette expérience d'une façon irréprochable; cependant nous avons eu quelques résultats très curieux. En faisant agir à 55 degrés la diastase des feuilles du tabac sur du glucose, nous avons obtenu une diminution du pouvoir réducteur, toutes corrections de température étant faites, cependant il n'y avait pas eu destruction du glucose, car, après interversion, on retrouvait le chiffre primitif. Le glucose s'était transformé en quelque chose qui ne réduisait plus la liqueur cupropotassique directement, mais qui la réduisait après interversion. Si l'on abandonnait le tout au refroidissement lent, le lendemain on retrouvait le tout dans le même état qu'avant le chauffage; il n'y avait plus aucune différence entre les dosages de sucre fait avant et après interversion.

Tout cela repose sur des analyses si délicates, que, bien que celles-ci aient été refaites à plusieurs reprises par des observateurs différents, nous ne les considérons que comme une hypothèse qui découle naturellement de faits établis et d'analogies évidentes, mais dont la preuve est encore à faire.

Pourtant, si nous considérons ce qui se passe dans la feuille, il nous faut reconnaître que cette hypothèse expliquerait un fait jusqu'à présent resté tout à fait incompréhensible. Comment se fait-il que l'absorption et la décomposition de l'acide carbonique par la feuille éclai-

rée se traduise immédiatement par un dépôt dans le grain du chlorophylle?

Comme nous avons déjà eu l'occasion de le dire, il nous est impossible d'admettre, dans l'état actuel de nos connaissances, une formation d'amidon qui n'aurait pas été précédée de l'apparition d'un glucose. Alors, pourquoi cette transformation en amidon, puisque, plus tard, il va falloir que cet amidon redevienne soluble pour voyager.

Cela pourrait bien tenir à la différence de température qui doit résulter de la présence ou de l'absence de rayons lumineux. A la lumière, quand la température est plus élevée, le sucre réducteur, premier produit de l'assimilation du carbone, ne pourrait exister en présence de la diastase des feuilles, et se transformerait en amidon, qui, à l'obscurité, quand la température est moins élevée, pourrait, toujours sous l'influence de la même diastase, se transformer en sucre réducteur, qui, par diffusion, se répand dans la plante, conformément à ce que nous avons vu se passer dans les expériences relatées plus haut.

MIGRATION ET ACCUMULATION DES RÉSERVES SOLUBLES.

Passons maintenant à un ordre de faits, *l'accumulation des réserves solubles* et en particulier celle de la saccharose de la partie souterraine de la betterave.

Si, comme nous l'a montré M. Dehérain, on peut en appliquant les lois de la diffusion, expliquer les migrations des substances susceptibles de passer à l'état insoluble, ces lois paraissent absolument en défaut, quand il s'agit des réserves solubles, car l'accumulation de ces substances semble présenter avec elles une contradiction absolue. On avait même été obligé, pour rendre compte de ces faits d'attribuer aux membranes cellulaires une propriété qu'on n'a d'ailleurs jamais pu démontrer, celle de n'être perméables que dans un seul sens. C'est qu'en effet, on était bien embarrassé pour expliquer certains phénomènes; par exemple, la présence de la créatine dans les muscles et sa faible proportion dans le sang qui les baigne, la présence de l'acide chlorhydrique dans la cellule pepsique, la grande quantité de saccharose dans la partie souterraine de la betterave, en regard de la faible proportion qui se trouve dans la feuille, etc.

En étudiant spécialement ce dernier cas, nous avons reconnu qu'il était absolument inutile de douer les membranes de propriétés électives hypothétiques, que l'accumulation du sucre de canne n'était qu'un cas particulier du phénomène général d'accumulation des réserves dont le cadre a été si bien tracé par M. Dehérain. Il suffit d'y remplacer le terme *insolubilité* par celui de *non-diffusibilité*, et d'y faire entrer la notion de dissociation.

Il serait trop long d'entrer dans le détail des expériences qui ont été faites pendant les trois ans que nous avons passés à étudier ce phénomène, on le trouvera dans un recueil spécial, nous les résumerons ici en peu de mots.

Toutes les fois qu'on met des fragments de betterave vivante dans une dissolution qui contient moins de sucre de canne que n'en renferment normalement les feuilles, soit environ 2 p. 400, la betterave perd du sucre et on retrouve ce sucre dans la dissolution.

Toutes les fois qu'on met des fragments de betterave vivante dans une dissolution qui contient plus de sucre que n'en renferment normalement les feuilles, la dissolution s'appauvrit et on retrouve dans la betterave le sucre qui manque à la dissolution. Le phénomène est tellement net, qu'on a pu voir une betterave, contenant déjà 24 p. 400 de sucre, en absorber encore aux dépens d'une solution qui n'en renfermait que 5 p. 400.

Si la betterave n'est pas vivante, par exemple si on l'a tuée par la chaleur ou asphyxiée par le chloroforme, les phénomènes sont tout différents, la betterave cède du sucre à toutes les dissolutions qui en renferment moins qu'elle.

Il existe donc, au nombre des éléments du protoplasma vivant contenu dans certaines cellules de la partie souterraine de la betterave, une substance capable de se combiner au sucre pour donner un composé non diffusible.

Ce composé n'est stable qu'en présence d'une dissolution contenant une certaine quantité de sucre de canne non combiné.

Toutes les fois que la dissolution sucrée, contenue dans les feuilles vient à se concentrer, soit par la production du sucre dans ses organes, soit par l'évaporation d'une certaine quantité d'eau, une partie du sucre des feuilles va s'accumuler dans la racine à l'état de combinaison non diffusible.

Toutes les fois, au contraire, que la concentration de la dissolution sucrée, contenue dans les feuilles, vient à diminuer, soit par un accroissement de la quantité d'eau contenue dans ses organes, soit par une perte de sucre, causée par l'édification de nouveaux tissus, la combinaison qui existe dans la racine se dédouble, et fournit une certaine quantité de sucre à la feuille, pour ramener la dissolution sucrée que contient celle-ci, au degré de concentration normal.

Ce phénomène est exactement calqué sur ceux de la dissociation par les liquides de M. Ditte.

Remplaçons, dans l'exemple que nous avons choisi plus haut, sulfate de potasse par sucre de canne, sulfate de chaux par protoplasma et sulfate double de chaux et de potasse par combinaison de sucre et de protoplasma, mettons non-diffusibilité, au lieu d'insolubilité, et nous aurons montré comment se fait l'accumulation du sucre de canne dans la partie souterraine de la betterave.

Le composé non diffusible, contenu dans la partie souterraine de la betterave, possède un coefficient de dissociation précisément égal à la teneur en sucre que doivent présenter les feuilles, pour que cette partie souterraine ne subisse aucun changement dans sa composition.

Quand, par suite de l'assimilation du carbone, qui se traduit, pour M. Aimé Girard, par une production de sucre dans la feuille, la teneur en sucre de ces organes vient à surpasser le coefficient de dissociation, l'excès va s'accumuler dans la partie souterraine à l'état de combinaison non diffusible.

Lorsque au contraire, par suite d'une transformation du sucre des feuilles en d'autres principes immédiats, la teneur en sucre de ces organes vient à s'abaisser au-dessous du coefficient de dissociation, la combinaison non diffusible se dédouble et fournit du sucre aux feuilles jusqu'à ce que la teneur de celles-ci soit devenue de nouveau égale au coefficient de dissociation.

Il eût été très intéressant de pouvoir extraire des racines la combinaison non diffusible, ou tout au moins l'élément de protoplasma que nous avons supposé apte à former, avec le sucre, cette combinaison non diffusible ; malheureusement la chose est totalement impossible, le phénomène que nous étudions est un phénomène vital, il ne peut être étudié que pendant la vie même du protoplasma, dès que celui-ci est mort ou altéré, il se produit des changements dans ses propriétés et, sans doute aussi, dans ses éléments, puisqu'alors l'accumulation du sucre de canne n'a plus lieu. Si, par l'action du chloroforme, de l'acide salicylique ou de la chaleur, on vient à suspendre, pour un temps, ou d'une façon absolue, l'activité protoplasmique, les tissus de la partie souterraine de la betterave cessent d'assimiler, et le sucre qui y est contenu obéit aux lois de la diffusion, c'est-à-dire qu'il quitte les cellules pour se dissoudre dans toutes les liqueurs de concentration moindre que la sienne.

C'est ce qui se passe dans l'industrie, où l'on traite les cossettes par l'eau chaude, car on a reconnu depuis longtemps que, malgré la grande solubilité du sucre, il est impossible, à moins d'employer des quantités d'eau exagérées d'extraire par l'eau froide tout le sucre que renferme une betterave.

THÉORIE GÉNÉRALE DE LA MIGRATION.

Essayons, par quelques exemples, de montrer tout le parti qu'on peut tirer en Biologie de ces notions de dissociation que nous venons d'y introduire et examinons, à ce point de vue, les migrations diverses qu'accomplit, pendant l'évolution d'une plante, un principe immédiat en particulier : l'amidon. Soit une plante à tubercules amylacés, une pomme de terre par exemple.

L'assimilation du carbone, sous l'influence des radiations solaires, se traduit immédiatement par un dépôt d'amidon dans le globule chlorophyllien, nous avons dit plus haut comment on pouvait concevoir cette formation d'amidon.

Sous l'influence de la diastase des feuilles, et à une température inférieure à celle qui a présidé à sa formation, cet amidon se transforme en sucre réducteur qui, des cellules de la feuille où il se produit, va, par diffusion se répandre également dans tous les tissus de la plante, si toutefois il n'est en aucun point sujet à des transformations. La saccharification de l'amidon devrait alors s'arrêter lorsque la teneur en sucre de la plante entière serait devenue égale au coefficient de transformation. C'est ce qui se passe dans l'expérience de Cuboni lorsque la feuille est physiologiquement isolée du reste de la plante, ce qui n'est pas ici le cas. En certains points de la plante et surtout dans les tubercules le sucre subit continuellement des transformations qui vont compliquer la question.

Ces tubercules jouent, au point de vue de la dissociation, le même rôle que je joue la paroi froide lors de l'évaporation d'un liquide volatil dans une enceinte fermée.

De même que la tension de vapeur tend à devenir, dans tous les points de l'enceinte, égale à la tension maximum de la vapeur au point le plus froid et que par suite de l'inégalité qui se produit sans cesse entre la tension maximum de la vapeur, dans tous les points de l'enceinte et la tension maximum au point le plus froid, il y a transport continu du liquide vers la paroi froide en passant par un état intermédiaire, celui de vapeur; de même la teneur en sucre de toutes les cellules de la plante tend à devenir égale à celle des cellules du tubercule, où cette teneur est moindre, puisqu'il y a transformation du sucre en amidon et que, là, cette transformation a un coefficient autre que celui de la transformation inverse dans la feuille. Par suite de cette inégalité entre les coefficients de transformation de l'amidon en sucre dans le tubercule, il y a transport de l'amidon de la feuille dans le tubercule, en passant par un état intermédiaire, le sucre.

Les anciens avaient expliqué ces migrations en admettant l'existence de courants qui conduiraient aux graines et aux tubercules les principes assimilés par les feuilles et les racines. Si l'accumulation des réserves avait toujours lieu dans le même endroit, pour une même plante, et si les courants, qui charrient les principes immédiats, avaient une direction rigoureusement fixe, on pourrait à la rigueur, admettre que les choses se passent ainsi, mais en réalité les réserves ne sont la plupart du temps que transitoires, le lieu de formation variant sans cesse pendant la vie du végétal. Il y a tantôt formation, tantôt utilisation des réserves, suivant que l'assimilation l'emporte ou non sur la dépense, enfin tout est essentiellement variable dans l'accomplissement de cette fonction et elle est sujette à des influences de toute nature.

Examinons, avec MM. Dehérain et Meyer (1), un pied d'avoine sur le point de former sa panicule. Il a accumulé, dans la partie supérieure de de sa tige des réserves de toute nature; amylacées azotées et minérales pour subvenir au développement rapide des organes qui vont naître. Rendons inutiles ces réserves en coupant le bourgeon terminal. La panicule ne se développera pas, mais nous verrons du pied de la plante partir un bourgeon qui va s'organiser en une nouvelle tige; mais comme l'époque est trop tardive pour que cette nouvelle formation vive de sa vie propre, elle emprunte à la vieille tige, les matériaux que celle-ci avait accumulés pour ses besoins et l'on voit disparaître les réserves qui avaient été provisoirement emmagasinées à proximité du point coupé. Par l'analyse, on peut les voir descendre jusqu'au point d'insertion du bourgeon et disparaître dans la jeune tige, dont le développement se fait incomparablement plus vite que celui d'une tige normale. Comment admettre un tel renversement de l'ordre établi, si véritablement les principes immédiats sont astreints à suivre, dans leurs migrations, une voie déterminée à l'avance par la nature de la plante! L'explication suivante paraît beaucoup plus rationnelle. Au point où se forme le bourgeon la teneur en sucre qui caractérise le coefficient de transformation devient nulle, puisque tout le sucre est brûlé ou transformé en cellulose, pour servir à l'édification des tissus de la nouvelle tige. C'est là que se trouve la paroi froide, pour nous servir de la même comparaison que tout à l'heure. C'est là que tout le sucre va affluer, en vue de rétablir la teneur uniforme; mais cette teneur uniforme est inférieure au coefficient de transformation puisqu'il y a eu du sucre de consommé. Dans tous les points où il y a de l'amidon, cet amidon va se transformer en sucre puisqu'il est dans un liquide qui contient moins de sucre qu'il n'en faudrait pour atteindre le coefficient de dissociation et comme il y a rupture de l'équilibre en un point, celui où il y a consommation continuelle de sucre, la dissolution de l'amidon et son transport sous forme de sucre seront, eux aussi, continus. Tout l'amidon primitivement emmagasiné en divers points et spécialement au sommet de la vieille tige passera à l'état de sucre et viendra alimenter la nouvelle tige. Ce principe immédiat suivra donc une marche inverse de celle qu'il est accoutumé de suivre et nous arrivons à présenter une explication en rapport avec les faits uniquement par la mise en jeu de forces physiques bien connues.

Il est à penser que les réserves azotées et minérales obéissent à des lois de même nature et nous pouvons dire que l'afflux d'une substance en un point est déterminé par l'utilisation en ce point de cette substance ou de sa forme de voyage ou par la présence des conditions qui font qu'en cet endroit déterminé la substance qui émigre, ou sa forme de voyage échappent aux lois de la diffusion.

(1) Déhérain et Meyer, *Ann. agr.*, t. VII, p. 197.

TRANSPORT DE L'OXYGÈNE PAR LE SANG.

Il nous reste à examiner un dernier cas où la dissociation nous paraît jouer un rôle prédominant. C'est celui du transport de l'oxygène par le sang.

Les recherches de M. Fernet ont montré que l'oxygène était retenu dans le sang en combinaison avec l'hémoglobine des globules, et que l'acide carbonique se trouvait, dans le sérum, en combinaison avec les carbonates et les phosphates alcalins; tous ces composés possèdent une tension de dissociation. Nous avons repris cette question, en nous attachant surtout à déterminer les tensions de dissociation de ces composés aux différentes températures. Pour l'acide carbonique, les résultats ne sont pas encore assez complets pour qu'on en puisse tirer des conséquences, mais pour l'oxygène on voit nettement la tension de dissociation nulle à 0 degré, croître lentement d'abord avec la température, puis, progressivement, plus vite, de façon à atteindre environ 30 millimètres de mercure à 37 degrés, l'augmentation s'accusant ensuite de plus en plus quand on dépasse cette température.

Ces déterminations sont très difficiles et nous n'avons pu jusqu'à présent, y apporter toute la rigueur désirable, nous n'avons donc pas encore des valeurs absolues, mais nos chiffres si imparfaits qu'ils soient nous donnent l'allure générale du phénomène.

Nous devons dire tout d'abord que la tension de l'oxygène dans l'atmosphère où de l'oxyhémoglobine ne perdrait pas d'oxygène et où de l'hémoglobine ne se combinerait pas à ce gaz, tension que les auteurs ont, jusqu'à présent, assimilée à sa tension de dissociation ne représente aucunement la véritable tension de dissociation.

L'oxyhémoglobine se trouve dans le sang entourée d'une atmosphère liquide, sa tension de dissociation est la quantité d'oxygène dissoute dans l'unité de volume de sérum sanguin et non pas la tension de l'oxygène dans l'atmosphère ambiante.

Il est vrai que ces quantités sont fonction l'une de l'autre, car la quantité de gaz dissoute dans un liquide est proportionnelle à la pression individuelle de ce gaz dans l'atmosphère en contact avec le liquide; mais il faut bien faire cette distinction, car dans les capillaires, par suite de la consommation d'oxygène qui s'y fait, la tension de ce gaz tombe bien au-dessous de ce qu'on est convenu d'appeler la tension de dissociation de l'oxyhémoglobine et cependant l'oxyhémoglobine ne se décompose pas de manière à produire des embolies gazeuses.

Nous insistons sur ce fait capital : *Le coefficient de dissociation de l'oxyhémoglobine est exprimé par la quantité d'oxygène libre dissous dans l'unité de volume de sérum sanguin, pour laquelle l'hémoglobine et l'oxyhémoglobine en contact ne subissent ni absorption ni perte d'oxygène.*

La tension gazeuse qui, nous le répétons, est ordinairement appelée tension de dissociation de l'oxyhémoglobine est proportionnelle au coefficient de dissociation, mais incomparablement plus élevée; d'ailleurs elle ne pourrait donner lieu à des considérations que dans le poumon, puisque là seulement le sang se trouve en rapport avec une tension gazeuse; partout ailleurs, dans l'organisme, il ne vient en contact qu'avec des liquides plus ou moins chargés d'oxygène, et c'est là qu'intervient le rôle du coefficient de dissociation.

Suivons maintenant les variations de ce coefficient :

1° A 0 degré il est nul, l'oxyhémoglobine est une combinaison stable, elle ne peut céder d'oxygène au liquide qui baigne les globules;

2° Le coefficient croît lentement avec la température. Aux basses températures l'oxyhémoglobine est stable dans des dissolutions qui ne contiennent que des traces d'oxygène libre; ces dissolutions ont un faible pouvoir oxydant, les oxydations sont ralenties, la consommation d'oxygène est faible, l'oxyhémoglobine perd très peu d'oxygène pendant la circulation du sang à travers les tissus, la quantité d'acide carbonique produite est très faible, le sang est presque aussi rouge dans les veines que dans les artères. C'est ce qu'on observe en effet chez les vertébrés à sang froid et chez les animaux hibernants ou refroidis.

3° Quand la température s'élève, la teneur en oxygène du sérum baisse sans cesse, par suite d'échanges au contact avec les tissus de l'organisme qui consomment tout l'oxygène contenu dans le liquide qui les baigne, l'oxyhémoglobine se décompose pour maintenir constamment la quantité d'oxygène dissous qui caractérise la tension de dissociation; les oxydations s'accroissent, la quantité d'acide carbonique produite dans les tissus devient de plus en plus considérable, le sang veineux contenant de plus en plus d'hémoglobine et de moins en moins d'oxyhémoglobine devient de plus en plus noir.

Du côté de l'hématose dans le poumon, on voit se produire des phénomènes complémentaires.

4° A 0 degré, l'hémoglobine enlève à l'atmosphère ambiante jusqu'aux moindres traces d'oxygène.

2° A basse température, le coefficient de dissociation étant très faible, la tension que doit avoir l'oxygène dans l'atmosphère ambiante, pour que l'oxyhémoglobine soit stable, est très faible. L'hématose pourra se faire chez les animaux à sang froid, ou refroidis dans une atmosphère où la tension de l'oxygène est très faible.

C'est, en effet, ce qu'a constaté Paul Bert. Il a vu qu'aucun vertébré n'épuisait complètement l'oxygène d'une cloche sous laquelle il était astreint à respirer et que la quantité, ou plutôt la tension (car il avait bien établi cette différence), de l'oxygène résiduel était plus élevée quand c'était un oiseau qui y mourait, que lorsque c'était un mammifère, plus élevée aussi quand c'était un mammifère que lorsque c'était un ver-

tébré à sang froid. De plus, une atmosphère encore respirable pour un animal qui y vit depuis un certain temps peut être devenue immédiatement mortelle pour un animal de même espèce qu'on y introduirait alors ; mais, dans ce cas, il est facile de constater que l'animal vivant depuis longtemps dans une atmosphère devenue irrespirable pour un de ses congénères en est arrivé à posséder une température de 45 à 20 degrés, inférieure à la moyenne, et que, en conséquence, de ce que nous avons montré, les exigences de son hématoxe peuvent être satisfaites avec une atmosphère présentant une très faible tension en oxygène.

3° Quand on chauffe un mammifère, il meurt lorsque la température de son sang est devenue voisine de 45 degrés ; à ce moment, si l'on prend, avec toutes les précautions nécessaires pour éviter le contact de l'air, le sang du cœur gauche, on le trouve complètement dépourvu d'oxygène, alors que l'atmosphère pulmonaire en renferme encore une quantité notable.

A cette température, le coefficient de dissociation est devenu assez fort, et la tension de l'oxygène dans le poumon assez faible pour que l'hématose n'y soit plus possible.

L'animal meurt donc d'asphyxie, ayant encore dans ses poumons une quantité d'oxygène suffisante pour produire l'hématose si le sang était à une température plus basse.

4° L'oiseau vit normalement avec une température voisine de celle à laquelle le mammifère succombe, et chez lui, l'hématose se fait dans des conditions où un mammifère ne pourrait résister à l'asphyxie. Nous avons montré ailleurs que les oiseaux de grande altitude vivent dans des atmosphères à tension d'oxygène si faible, qu'un mammifère, dont la température est pourtant bien inférieure, y périrait d'asphyxie.

C'est que le système pulmonaire de l'oiseau, avec ses sacs aériens et la contractilité active de tout le tissu pulmonaire, est établi de telle façon que l'atmosphère en contact avec les capillaires des alvéoles présente, à peu de chose près, la composition de l'atmosphère ambiante, parce que le poumon se vide en entier à chaque expiration, tandis que chez le mammifère, dans le cas d'inspirations larges et profondes suivies d'expirations aussi complètes que possible, la tension de l'oxygène du poumon peut être évaluée au $1/4$ de la tension dans l'air ambiant. Dans le cas d'inspirations courtes, saccadées et fréquentes il est facile d'admettre que cette richesse est loin d'être atteinte.

5° Dans les fièvres la respiration est d'ordinaire accélérée, et cependant beaucoup d'observateurs, entre autres M. Albert Robin, ont montré que les oxydations étaient ralenties. Tout cela s'explique très bien quand on tient compte des observations que nous venons de présenter.

Les mouvements inspiratoires plus fréquents sont aussi moins profonds, le poumon est incomplètement ventilé, plus mal encore qu'à l'état normal, la tension de l'oxygène baisse dans l'atmosphère pulmonaire.

La température du sang ayant augmenté la tension de dissociation de

l'oxyhémoglobine est devenue plus forte. A son passage dans le poumon, le sang se chargera donc d'une quantité d'oxygène moindre, puisque, par suite de sa température, il exige pour son hématoxe une atmosphère plus riche en oxygène qu'à l'état normal et que, au contraire, par suite de l'accélération du rythme respiratoire il en trouve une plus pauvre : l'hématoxe sera imparfaite, la quantité d'oxygène transportée dans l'intimité des tissus diminue, bien que l'accélération des battements cardiaques tende à produire la compensation. Il y a diminution des oxydations par défaut d'oxygène.

On voit par ces quelques remarques comment la température agit sur les échanges qui s'accomplissent entre le sang et l'atmosphère, d'une part ; le sang et les tissus, de l'autre. On savait déjà dans quel sens ces échanges agissaient sur la température ; il reste à rechercher si ces deux actions s'accordent pour entretenir la régularité dans leur fonctionnement.

Nous ne voulons pas entrer aujourd'hui dans ce sujet, nous avons seulement voulu montrer dans ce travail quelle importance peuvent acquérir, dans l'étude des phénomènes de la vie les notions de dissociation, qui, jusqu'à présent, n'étaient pas sorties du domaine de la Chimie pure.

BIBLIOGRAPHIE

- P.-P. Dehérain. — Recherches sur l'assimilation des substances minérales par les plantes. *Annales des Sciences naturelles (Botanique)* (4), t. VIII, p. 165.
- J.-B. Dumas. — Remarques sur l'affinité. *Annales de physique et de chimie* (4), t. XV, p. 70.
- Debray. — Dissociation du carbonate de chaux. *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. LXIV, p. 603.
- Troost et Hautefeuille. Transformation allotropique du cyanogène. *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. LXVI, p. 735 et p. 795.
- A. Ditte. — Dissociation par les liquides. *Annales scientifiques de l'École normale supérieure*, mars 1876.
- Exposé de quelques propriétés générales des corps. *Encyclopédie Fremy*; Dunod, 1881.
- P.-P. Dehérain et Meyer. — Études sur l'avoine. *Annales agronomiques*, t. VII, p. 197.
- Léon Brasse. — Sur la présence de l'amylase dans les feuilles. *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. LXXXIX, p. 878.
- Action de l'amylase sur l'amidon cru. *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. C. p. 454.
- F.-V. Schimper. — Diastase des feuilles. *Botanic Zeitung*, 1885.
- Léon Brasse. — Migration du sucre de canne dans la betterave. *Comptes rendus de la Société de Biologie*, 5 mars 1886.
- F. Cuboni. — Recherches sur la végétation de la vigne. *Archives italiennes de biologie*, 1886.
- Léon Brasse. — Dissolution de l'amidon dans la feuille. *Annales agronomiques*, t. XII, p. 200.
- Accumulation du sucre dans la racine de la betterave. *Annales agronomiques*, t. XII, p. 305.
- Du rôle de la dissociation en biologie. *Comptes rendus de la Société de Biologie*, juillet 1886.
- Action des antiseptiques sur la betterave. *Comptes rendus de la Société de Biologie*, 8^e série, t. IV, p. 333, 1887.
- Lindet. — Recherches sur la saccharification de l'empois. *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, séance du 4 mars 1889.
- Léon Brasse. — Études sur la dissociation de l'oxyhémoglobine. *Comptes rendus de la Société de Biologie*, 8^e série, t. V, p. 660.

VU : Le Président de la thèse,
LABOULBÈNE.

VU : Le Doyen,
BROUARDEL.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :
Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,
GRÉARD.

